

УДК 611.019.842

Н.М.Наварчук*Кафедра анатомії людини ім. М.Г. Туркевича (зав. – проф. Б.Г. Макар) Буковинського державного медичного університету, м. Чернівці*

ОСОБЛИВОСТІ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ МОРФОЛОГІЇ СКЛАДОВИХ ОРГАНА ЗОРУ

Резюме. В експериментальній офтальмології існують труднощі в підборі адекватної моделі очей лабораторних тварин, оскільки найбільш схожу будову з очним яблуком людини мають тільки примати. Аналіз літератури показав, що найбільш вивченою є фізіологія зору і будова очей у домашніх тварин: кішок, собак, риб. Проте дані про морфологію очей тварин не систематизовані і носять поодинокий характер, частіше виявляються в окремих наукових дослідженнях. Отже, знання морфологічних особливостей очей тварин можуть бути враховані при виборі та адекватному моделюванні патологічних процесів.

Ключові слова: морфологія, порівняльна анатомія, філогенез, складові органа зору.

Орган зору в філогенезі пройшов шлях від окремих світлочутливих клітин ектодермального походження (у кишковопорожнинних) до складно влаштованих парних очей у ссавців.

Чутливість до світлових подразнень притаманна протоплазмі, тому сприйняття світла можливе й без спеціальних органів, що й спостерігається у найпростіших організмів. Світлочутливі клітини побудовані по типу первинних чутливих клітин [1]. Такими вони виявляються, наприклад, у дощових черв'яків у шкірному покриві під епідермісом. Більш щільно вони розташовані на головному кінці черва, що свідчить про їх участь в орієнтуванні при русі. Важливим ускладненням будови світлового рецептора є ізоляція пігментними клітинами окремих світлочутливих клітин (або їх груп) від всебічного впливу на них світла. При цьому спостерігається подвійний тип будови світлового рецептора. В одних випадках світлочутлива клітина, перебуваючи під захистом пігментної клітини (або клітин), обернена до світла своєю рецепторною частиною – такі органи називаються “прямими” очима. В інших випадках на рецепторних частинах світлочутливих клітин формуються паличкоподібні відростки, обернені до пігментних клітин [2]. Отже, промінь світла, щоб впливати на паличкоподібний відросток, повинен пройти через всю клітину: такі очі називаються “інвертованими”, тобто оберненими. Подібна будова ока забезпечує найкращий захист світлового рецептора від багатос-

тороннього впливу світла, особливо якщо орган побудований у вигляді ямки або келиха. Інвертовані очі можуть сприймати не тільки світло, але і його напрямок. Кількість світлочутливих ямок (очок) значно варіабельне: чим більше в них чутливих клітин, тим менше власне самих очок: їх може бути тільки одна пара на головному кінці тіла (В.Н. Беклемишев, 1964). Парні світлочутливі органи стають вже апаратами, які орієнтують та контролюють рух тварини залежно від напрямку світла. При зрощенні країв світлочутливих ямок виникають пу-хирчасті очі. Вже у ряді безхребетних у пухирчастих очах формується кришталік за рахунок ущільнення склистого тіла або внаслідок стовщення ектобласту перед міхуром. З появою кришталіка очі з світлочутливих органів перетворюються на зорові органи, що сприймають не тільки світло, тіні і кольори, а й форму предметів, їхні розміри і відстань між ними. У хордових і хребетних тварин орган зору розвивається інакше, ніж у безхребетних. У ланцетника, що веде малорухомий спосіб життя, парні очі відсутні. У нього функціонують очки Гессе, які складаються із світлочутливої клітини, зануреної одним своїм боком до келихоподібної пігментної клітини. Від протилежного кінця клітини відходить нейрит. Пігментні клітини обернені дорсально або вентрально від чутливої клітини [3]. Оскільки тіло ланцетника є прозорим, то очки Гессе розташовуються на всьому протязі мозку поблизу центрального спинномозкового

© Наварчук Н.М., 2013

каналу, що свідчить про їх ектодермальне походження (як і у безхребетних) [4]. У хребетних, як у найбільш рухливих тварин, існують парні органи зору, які розвиваються з переднього мозкового міхура. Ділянка ембріональної мозкової стінки вкрита м'якою мозковою оболонкою, розростається у вигляді двох очних міхурів. Вони досягають шкірного покриву та з'єднуються з мозком короткими порожнистими ніжками. Надалі зовнішня стінка міхура впирається, внаслідок чого очний міхур перетворюється на очний келих з подвійними стінками, а ніжка, подовжуючись, дає початок зоровому нерву. Зовнішня стінка келиха утворює пігментний шар сітківки, а внутрішня стінка – сітківку. Навколо очного келиха за рахунок мезенхіми розвиваються судинна оболонка та її похідні – війкове тіло і райдужна оболонка. Первинний хід до очного келиха зберігається у вигляді зіниці. Ділянка ектобласта розміщена напроти зіниці, стовщується і згодом утворює спочатку кришталикову ямку, а потім – кришталиковий мішечок. Останній, відокремлюючись від ектобласта, перетворюється на кришталиковий міхурець, а після зникнення порожнини міхурця стає кришталиком. Із мезенхіми, яка примикає до кришталика, формується його сумка, а із склистого тіла – зв'язка кришталика. Фіброзна оболонка в ділянці рогівки зростається з ектобластом [5]. У деяких тварин з'являється хрящова капсула замість всієї фіброзової склери або тільки у вигляді пояса (іноді навіть кісткового) в ділянці прикріплення до неї акомодуючих м'язів (В.Н. Бекле-мишев, 1964).

В ряді тварин еволюція зорового аналізатора відбувалася в напрямку від простого світлочуття до відчуття напрямку світла, потім до світловідчуття, далі – до сприйняття форми предметів, їх величини і, нарешті, до об'ємного стереоскопічного зору. У зв'язку з цим зоровий рецептор побудований за типом первинних чутливих клітин з нейритами або за типом вторинних чутливих клітин, захищених пігментними клітинами від всебічного впливу світла [6]. Лише з появою кришталика виникає предметний і об'ємний зір. Акомодативний апарат розвивається по-різному. В одних випадках спеціальними м'язами кришталик зміщується відносно сітківки. Якщо око пристосоване до розглядання близьких предметів, то для розглядання віддалених предметів кришталик наближується до сітківки (у риби), якщо ж око адаптоване до розрізняння віддалених предметів, то для розглядання близьких предметів кришталик віддаляється від сітківки (у земноводних і рептилій). В інших випадках акомо-

дація здійснюється за рахунок зміни форми кришталика, оскільки йому властива еластичність (К.Г. Газарян, Л.В. Белоусов, 1983). Від форми кришталика залежить його за-ломлююча сила. Більш кулястий кришталик має коротку фокусну відстань, а більш плоский – довгу. Зміна форми кришталика регулюється м'язами війкового тіла. При спокійному розгляданні віддалених предметів війкові м'язи розслаблюються, зв'язка кришталика натягується і завдяки пружності склери кришталик стає плоским, а фокусна відстань його подовжується. При розгляданні близьких предметів скорочуються м'язи війкового тіла, розслаблюється зв'язка кришталика, кришталик за рахунок еластичності стає більш кулястим, а фокусна відстань вкорочується. Існує акомодатія до визначення відстані предметів, яка досягається зміною співвідношення зорових осей і рухливості очних яблук [7].

У хребетних тварин очні яблука розміщуються в очних ямках. Зорові осі розташовані по відношенню одна до іншої під певним кутом. Оскільки кожне око має певне “поле зору”, то в тому випадку, коли поле зору одного абсолютно відокремлено від поля зору іншого ока, йдеться про монокулярний зір. Це спостерігається при великому розходженні зорових осей – до 170° (у зайців) (А. Ромер, 1992). Коли ж при сходженні осей поле зору одного ока накладається на поле зору іншого, виникає біокулярний, або стереоскопічний зір, тобто об'ємний зір, що дає можливість не тільки бачити предмети, але і визначати їх форму, величину і відношення один до іншого. Чим менший кут між зоровими осями, тим досконаліший біокулярний зір. Поле зору кожного ока сильно збільшується завдяки рухливості очей під дією очних м'язів. Очні м'язи підсилюють також біокулярний зір і ясність зору, коли зображення від предмета наводиться на найчутливішу частину сітківки – центральне поле [8]. Відчуття напруги очних м'язів допомагає тварині у визначенні відстаней. У водних тварин очі позбавлені спеціального захисту від зовнішніх впливів; у наземних же тварин очі захищені повіками, на яких розвиваються вій (найбільш сильно на верхній повіці), мейбомові і слъозові залози. Повіки походять зі складок шкіри спочатку у вигляді валиків, а потім – складок. Верхня і нижня повіки тимчасово зростаються, але потім між ними знову виникає щілина: у пса і kota на 9-14-й день після народження, а у решти тварин – до народження [9]. Через різні екологічні умови повіки в ряді тварин розвинені неоднаково. У нижчих наземних тварин більш потужною є ни-

жня повіка, а у ссавців – верхня. Третя повіка особливо сильно розвинена у рептилій і птахів; вона зволожує рогівку сльозною, яка виділяється сльозовою залозою третьої повіки [10]. У ссавців хоча й зберігається третя повіка, але вона незначна за розміром і функція її переходить до верхньої повіки з її сльозовою залозою.

До захисних і допоміжних органів ока, крім повік, відносять сльозовий апарат, періорбіту, очні м'язи і фасції. Верхня і нижня повіки є шкірно-м'язовими рухомими складками, які розташовані в ділянці очної ямки попереду очного яблука. При змиканні повіки закривають очі, а при кліпанні рівномірно розподіляють сльозу по поверхні ока, і тим самим захищають його від висихання. Між повіками знаходиться щілина повік. Вона порівняно невелика, внаслідок чого у тварин білкова оболонка ока майже непомітна, що складає враження “кругло окості” тварин [11]. По кутах очей утворюються латеральна і медіальна спайки повік; з них медіальна є округлою, а латеральна – загостреною. Край повіки має два ребра – зовнішнє та внутрішнє. Зовнішнє ребро верхньої повіки містить довгі, досить товсті волоски – вії з війковими залозами. На нижній повіці вії існують тільки у жуйних [12]. На внутрішньому ребрі повіки відкриваються сальні залози. Сальні залози (у коня їх 50, довжиною до 6,0 мм і товщиною до 1,0 мм) просвічують на внутрішній поверхні повік. Вони виділяють “очну змазку”, яка, змащуючи краї повік, не дає сльозам скочуватися на щок. Зовні повіки вкриті шкірою з коротким волоссям. У собак дорсомедіально від верхньої повіки знаходиться пучок довгого волосся. У коня нижня повіка всіяна дотиковими волосками. По краю внутрішнього ребра повіки шкіра переходить у сполучну оболонку ока – кон'юнктиву, яка переходить з повіки на очне яблуко, а з нього – на іншу повіку. Тому розрізняють кон'юнктиву повіки і кон'юнктиву очного яблука. Місце переходу кон'юнктиви з повік на очне яблуко називається кільцем кон'юнктиви, а щілина між ними – кон'юнктивальним мішком [13]. У великої рогатої худоби в кон'юнктиві нижньої повіки закладено скупчення лімфатичних вузликів. У медіальному куті ока височить сльозова точка зі сльозовим каналцем посередині у вигляді невеликого потовщення кон'юнктиви, оточеного дрібною заглибиною – сльозовим озером. У собак сльозова точка невелика, жовтувато-бурого кольору. У свині вона має вигляд низького валика світло-червоного кольору і містить потові залози. У великої рогатої худоби та у коня сльозова точка є

досить великою. Третя повіка, або півмісяцева складка сполучної оболонки, має довжину до 2,5 см (у великих тварин). Вона розташована медіально на очному яблуці і підтримується еластичним хрящем у вигляді пластинки найрізноманітнішої форми у різних тварин [14]. Повіки приводяться в рух цілим рядом м'язів: 1) коловий м'яз повіки закладений у товщі повіки. Частина його м'язових волокон прикріплюється зв'язкою до сльозового горбка сльозової кістки [15]. Верхня повіка має два підіймача – зовнішній і внутрішній; 2) підіймач верхньої повіки – пряме ко-со від основи виличного відростка лобової кістки до повіки; 3, 4) верхній і нижній м'язи хрящів повіки – прямують від періорбіти до хрящів повіки; 5) опускач нижньої повіки, зовнішній щічний м'яз є дуже тонким, пряме від повіки на рівні лицевого гребеня до щічної фасції.

Сльозовий апарат складається із сльозових залоз верхньої і третьої повік, сльозових каналців, сльозового мішка та носо-сльозової протоки. Сльозова залоза розміщена в дорсолатеральній частині повіки під кон'юнктивою на основі виличного відростка лобової кістки і має сплюснену форму. Її вивідні каналці відкриваються в кон'юнктиві повіки. Залоза виділяє сльози, які зволожують і очищають кон'юнктиву та збираються в сльозове озеро, звідки надходять через сльозові отвори до сльозових каналців. Сльозові отвори знаходяться поряд зі сльозовою точкою на верхній і нижній повіках. Сльозові каналці впадають до сльозового мішка, який має лійкоподібну форму і занурений в спеціальну ямку сльозової кістки. Сльозовий мішок переходить до перетинчастої носо-сльозової протоки, розташований у сльозовому каналі верхньої щелепи і відкривається в носову порожнину сльозовим отвором неоднаково у різних тварин. У собаки сльозова залоза має блідо-червоний колір та розміщена під очною ямкою зв'язкою. Носо-сльозовий канал відкривається або в складці дна присінка носа, або в передньому носовому ході. У свині сльозова залоза є слизовою. Сльозовий мішок, а часто і сльозовий вентральний отвір відсутній. Носо-сльозова протока коротка, відкривається в передній носовий хід. У великої рогатої худоби сльозова залоза складається з двох відділів, має 6-8 великих проток і декілька дрібних. Носо-сльозова протока відкривається в складці дна присінка носа. У коня сльозова залоза має розміри до 5,5x3,0 см; містить 12-16 вивідних проток, діаметром до 1,5 мм. Сльозовий отвір великий – до 2,0 мм. Носо-сльозова протока також відкривається в присінку носа [16]. За-

лоза третьої повіки поділяється на поверхневу і глибоку, вони розташовані на хрящі третьої повіки в ділянці назомедіальної поверхні очного яблука і відкриваються 2-3 вивідними протоками на поверхні третьої повіки, яка обернена до очного яблука. У собаки існує одна залоза червонуватого кольору. У свині залози темно-бурого або червонуватого кольору; глибока залоза має довжину до 3,0 см, ширину – до 1,5 см і товщину – до 1,0 см, і лише одну протоку; поверхнева залоза у них невеличка, але з 4-5 протоками. У великої рогатої худоби залози мають довжину до 5,5 см, дві великі і декілька дрібних проток. У коня залоза має наступні розміри: 3,0x2,5x0,7 см [17]. Періорбіта представлена перетинчастим, конусоподібної форми мішком, який основою кріпиться по краю орбіти, верхівкою – навколо зорового отвору, а медіальною стінкою зростається з кістковою орбітою. Латеральна, досить щільна стінка періорбіти є вільною. Ззовні періорбіту охоплює позаочномкове жирове тіло. Усередині періорбіти знаходяться очне яблуко з його мускулатурою, судинами, нервами, фасціями і внутрішньоочномковим жировим тілом, яке заповнює щілини між м'язами і фасціями. Жирове тіло оберігає очне яблуко від температурних коливань. У молодих тварин воно більш масивне, ніж у старих [18].

У собаки і свині очна ямка збоку обмежена очномковою зв'язкою довжиною до 20,0-24,0 мм. Очні м'язи розміщені у періорбіті в основному позаду очного яблука. Навколо зорового нерва розташовується ретрактор очного яблука, до якого примикають чотири прямі очні м'язи – задній, передній, бічний і присередній. Всі вони починаються в ділянці зорового отвору, а закінчуються на очному яблуці; ретрактор – навколо нерва, а прямі м'язи – на склері поблизу рогівки ока, на відповідних поверхнях очного яблука. Косих очних м'язів два – задній і передній. Задній косий м'яз ока починається поблизу решітчастого отвору, прямує по присередній стінці очної ямки до медіального кута ока, перекидається через хрящовий блок періорбіти і повертає до очного яблука. Передній косий м'яз ока прямує до очного яблука від м'язової ямки сльозової кістки. Обидва м'язи закінчуються на бічній поверхні очного яблука. Прямі м'язи обертають очі у відповідний бік, а разом з ретрактором – дещо втягують його до очної ямки.

Фасції, як допоміжний апарат органа зору, поділяють на фасцію очної ямки і фасцію очного яблука. Поверхнева фасція очної ямки кріпиться навколо зорового отвору і в повіках; вона віддає

м'язові перегородки глибокої фасції. Глибока фасція очної ямки складається з декількох листків, що вкривають м'язи очного яблука. Фасція очного яблука формує навколо нього піхву, яка продовжується на зоровий нерв і утворює вже його піхву. Простір усередині фасції називається надсклеральним, він сполучається з субдуральним і субарахноїдальним просторами.

Найбільше за величиною очне яблуко (по відношенню до маси тіла) – у kota, за ним йдуть собака, вівця, кінь, примати, корова, свиня, бик. Кут між оптичними осями становить: у собаки – 92°, у свині – 118°, у корови – 119°, у вівці – 134°, у коня – 137°; кут між осями очних ямок: у собаки – 79°, у свині – 85°, у корови – 94°, у коня – 115°, у вівці – 129°, що зумовлює бінокулярний (м'ясоїдні, примати) і білатеральний зір (травоядні) [19].

Фіброзна оболонка очного яблука розташовується ззовні очного яблука і розділяється на білкову частину та рогівку. Білкова оболонка займає близько 4/5 всієї поверхні очного яблука. Вона непрозора, щільна та бідна на судини. У її задньобічному квадранті знаходиться дірчасте поле склери, через отвори якого з очного яблука виходить зоровий нерв. Рогівка займає за площею близько 1/5 всієї поверхні очного яблука. Вона абсолютно прозора, дуже щільна і має товщину до 0,6-0,7 мм в центрі (товстіша по краях); за винятком крайової ділянки, позбавлена судин, але багата безм'якотними нервами. Передня її поверхня вкрита переднім епітелієм рогівки (багатошаровий незроговілий епітелій), а зсередини – заднім епітелієм рогівки (одношаровий епітелій). Під зовнішнім і внутрішнім епітелієм розташовуються передня і задня межові пластинки, між якими закладена власне речовина рогівки [20]. Судинна оболонка складається з райдужної оболонки, війкового тіла і власне судинної оболонки. Райдужка розташована позаду рогівки, у центрі вона має отвір – зіницю. На передній і задній поверхнях райдужної оболонки помітні ніжні складки. Зіницю оточує зіничний край. Протилежний війковий край з'єднується з війковими тілом і рогівкою. З рогівкою війковий край сполучається гребінчастою зв'язкою райдужкорогівкового кута, яка складається з окремих перекладок. Лімфатичні щілини між перекладками називаються простором райдужкорогівкового кута. Райдужна оболонка містить пігментні клітини, які зумовлюють "колір" очей [21]. Циркулярні гладенькі м'язові волокна райдужної оболонки формують замикач зіниці, а радіальні м'язові волокна утворюють роз-ширювач зіниці. Розши-

ренням або звуженням зіниці за принципом реципрокності регулюється надходження світлових променів до очного яблука. При сильному світлі за рахунок збудження зіниці звужується, а при слабкому, навпаки – розширюється через гальмування рухового центру. У собаки і свині зіниці кулястої форми, у kota – у вигляді вертикальної щілини, а у травоядних тварин – поперечноовальної форми. Зіничний край у травоядних має 2-4 особливих, досить щільних утворення – зернистості райдужної оболонки, які укріплені на ніжках і представлені пігментним шаром сітківки. У коня зернистості є тільки на верхньому краї зіниці, а у жуйних – на верхньому і на нижньому. Війкове тіло охоплює передній край білкової оболонки, в якому міститься війковий м'яз, який складається із циркулярних і поздовжніх гладеньких м'язових волокон. Він формує до 100 радіальних гребінців у вигляді війкового вінця. Гребінці допереду витягуються у війкові відростки. До останніх прикріплюється підвішувальна зв'язка кришталика. Власне судинна оболонка, або хоріоїдеа, вкриває внутрішню поверхню склери, з'єднуючись з нею досить пухко, виключаючи місця проходження судин і зорового нерва, а також на межі з війковим тілом. Іншою своєю поверхнею вона дуже щільно з'єднується з пігментним шаром внутрішньої оболонки ока. У судинній оболонці під пігментним шаром сітківки знаходиться відображувальна оболонка (тапетум) фіброзної (у травоядних) або клітинної будови (у собак) [22]. У свині вона відсутня. Форма тапетума неоднакова – трикутної або півмісяцевої форми; забарвлення також буває різноманітним – синьо-зеленим, блакитним або зеленим з сильним металевим блиском [23].

Внутрішня оболонка очного яблука представлена сітківкою, яка має зорову і сліпу частини. Зорова частина сітківки складається з пігментного шару, який щільно зростається з судинною оболонкою, і нервового шару, який легко відділяється від пігментного. Сітківка простягається від входу зорового нерва до війкового тіла і закінчується біля останнього досить рівним краєм. За життя сітківка є ніжною, прозорою оболонкою рожевого кольору; після смерті вона стає мутною. Місце переходу сітківки в зоровий нерв називається диском зорового нерва із заглибиною діаметром до 4,5-5,5 мм. У центрі диска помітний невеликий виступ (до 2,0 мм), який є рудиментом артерії склистого тіла. У центрі сітківки на осі ока виділяється пляма, форма якої може бути кулястою у м'ясоїдних або стрічкоподібною у травоядних [24]. Гістологічно в нервовому шарі

розрізняють нейроепітелій, що належить пігментному шару, і гангліонарний шар, побудований з нервових клітин (його внутрішній пласт утворює гангліонарний шар зорового нерва). Нейрити цього шару клітин формують зоровий нерв. Нейроепітелій складається з паличок і колбочок, які є зоровими рецепторами: палички – для світлочуття, а колбочки – для відчуття кольору [25]. У нічних тварин існують тільки палички, їх кількість більша в центральному полі найкращого бачення. В ділянці зорового соска нейроепітелій повністю відсутній – цю ділянку сітківки називають сліпою плямою. Сліпа частина сітківки має війкову і райдужкову частини. Обидві вони складаються з двох шарів пігментних клітин і зростаються з війковим тілом та райдужною оболонкою [26].

Кришталик у тварин має форму двоопуклої лінзи з більш плоскою передньою поверхнею. Він розташовується позаду райдужки. Кришталик абсолютно прозорий, щільної консистенції і виконує функцію оптичної лінзи – заломлює промені і дає зображення на сітківці. Діаметр кришталика у коня досягає 22,0 мм по горизонталі і 19,0 мм по вертикалі. Товщина його в ділянці осі становить 13,25 мм. Зовні кришталик вкритий капсулою. Паренхіма кришталика складається з щільного ядра і кори. Кора побудована з плоских довгих клітин, які нашаровуються пластами на ядро кришталика у площині його екватора. Внаслідок цього фіксований кришталик може бути розшарований подібно цибуліні. Кришталик прикріплений до війкового тіла тонкими щільними волокнами, що в цілому формують війковий пояс, який пронизаний лімфатичними щілинами [27]. У звичайному положенні кришталик є сплюсненим, тобто встановлений “на далечінь”; при скороченні війкового тіла зв'язки кришталика розслаблюються. Склисте тіло заповнює в очному яблуці простір позаду кришталика. Воно є абсолютно прозорим, драглистої консистенції, оскільки на 98% складається з водянистої води, яка обмежена строю з найтонших волокон. На його передній поверхні чітко виділяється склиста ямка [28].

Висновок. Орган зору в процесі еволюційного розвитку пройшов складний формоутворювальний шлях від примітивних світлочутливих клітин до складно влаштованих парних очей з допоміжним і захисним апаратом у ссавців. Дані літератури щодо морфології органа зору тварин недостатні, переважно застарілі і носять поодинокий характер. Це свідчить про необхідність подальших досліджень з метою доповнення даної теми на сучасному рівні і створення адекватної моделі очей в експериментальній офтальмології.

Список використаної літератури

1. Complete mitochondrial genome sequences of the South American and the Australian lungfish: testing of the phylogenetic performance of mitochondrial data sets for phylogenetic problems in tetrapod relationships / H. Brinkmann, A. Denk, J. Zitzler [et al.] // *J. Mol. Evol.* – 2004. – V. 59. – P. 834-848.
2. Яблоков А.В. Эволюционное учение / А.В. Яблоков, А.Г. Юсуфов. – М.: Высшая школа, 2006. – С. 52-56.
3. Araki M. Regeneration of the amphibian retina: Role of tissue interaction and related signaling molecules on RPE transdifferentiation / M. Araki // *Develop. Growth Differ.* – 2007. – V. 49. – P. 109-120.
4. Cameron C. B. Evolution of the cho-date body plan: new insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla / C.B. Cameron, J.R. Garey, B.J. Swalla // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* – 2000. – V. 97. – P. 4469-4474.
5. Benton M.J. Vertebrate Paleontology / M.J. Benton. – Blackwell Science Ltd, 2005. – P. 389-403.
6. Blair J.E. Evolutionary sequence analysis of complete eukaryotic genomes / J.E. Blair, P. Shah, S.B. Hedges // *BMC Bioinformatics.* – 2005. – V. 6. – P. 53.
7. Актуальные проблемы офтальмологии: IV Всерос. науч. конф. молодых ученых: сб. науч. работ / Под ред. Х.П. Тахчиди. – М.: Офтальмология, 2009. – С. 31-37.
8. Милушина Л.А. Экспериментальные модели дегенеративно-дистрофических заболеваний сетчатки человека: индуцированные модели / Л.А. Милушина, А.В. Кузнецова, М.А. Александрова // *Вестник офтальмологии.* – 2013. – № 3. – С. 94-97.
9. Бурко Л.Д. Систематика хордовых животных / Л.Д. Бурко, А.В. Балаш, Н.Е. Бурко. – Минск: “Биоэкология” Мн.: БГУ, 2003. – С. 56-67.
10. Raymond P.A. Defining a retinal stem cell niche / P.A. Raymond // In: “Strategies for Retinal Tissue Repair and Regeneration in Vertebrates: from Fish to Human”. Ed. Chiba Ch. Research Singpost, India. – 2008. – P. 1-11.
11. Ramsey D.T. Exophthalmos / D.T. Ramsey. – Philadelphia, 2000. – P. 1086-1089.
12. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных / Р. Кэрролл: в 3-х т. Т. 1. – М.: Мир, 1992. – С. 96-115.
13. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных / Р. Кэрролл: в 3-х т. Т. 3. – М.: Мир, 1993. – С. 189-218.
14. Константинов В.М. Зоология позвоночных / В.М. Константинов, С.П. Наумов, С.П. Шаталова. – М.: Академия, 2000. – С. 187-203.
15. Ярыгин В.Н. Биология: в 2 т. / В.Н. Ярыгин. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2013. – Т. 2. – С. 321-332.
16. Blair J.E. Molecular Phylogeny and Divergence Times of Deuterostome Animals. *Molecular Biology and Evolution* / J.E. Blair <http://mbe.oxfordjournals.org/content/22/11/2275.full>.
17. Маркина В.В. Биология: учеб. Пособие / В.В. Маркина. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2010. – С. 201-212.
18. Evaluating hypotheses of deuterostome phylogeny and chordate evolution with new LSU and SSU ribosomal DNA data / C.J. Winchell, J. Sullivan, C.B. Cameron [et al.] // *Mol. Biol. Evol.* – 2002. – V. 19. – P. 762-776.
20. Заварзин А.А. Сравнительная гистология / А.А. Заварзин. – СПб: Изд. Санкт-Петербургского ун-та, 2000. – С. 245-247.
21. Гулберт С. Биология развития / С. Гулберт. – Т.1. – М.: Мир, 1995. – С. 156-178.
22. Riis Ronald C. Small animal ophthalmology secrets / C. Riis Ronald. – Philadelphia, 2002. – 317 p.
23. Международная ветеринарная анатомическая номенклатура. – М.: Мир, 2003. – С. 78-91.
24. Ходжасян А.Б. О некоторых морфо-функциональных преобразованиях нервной, эндокринной систем и органов чувств в филогенезе беспозвоночных и позвоночных / А.Б. Ходжасян, Н.Н. Федоренко, Л.А. Краснова. – Ставрополь: СтГМА, 2007. – С. 48.
25. Шульговский В.В. Основы нейрофизиологии / В.В. Шульговский. – М.: Аспект Пресс, 2000. – С. 65-72.
26. Burke J.M. Mosaicism of the retinal pigment epithelium: seeing the small picture / J.M. Burke, L.M. Hjelmeland // *Mol. Interv.* – 2005. – V. 5, № 4. – P. 241-249.
27. James B. Introduction to veterinary science. / B. James, M.C. Baker. – Cengage Learning, 2005. – P. 195-206.
28. Клетки стекловидного тела глаза человека / Г.В. Рева, И.В. Рева, Н.В. Мельникова, И.С. Кислякова // *Успехи современного естествознания.* – 2009. – № 1 – С. 51-53.

ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ СОСТАВЛЯЮЩИХ ОРГАНА ЗРЕНИЯ

Резюме. В экспериментальной офтальмологии существуют трудности в подборе адекватной модели глаз лабораторных животных, поскольку наиболее сходное строение с глазным яблоком человека имеют только приматы. Анализ литературы показал, что наиболее изученной является физиология зрения и строение глаз у домашних животных: кошек, собак, рыб. Однако данные о

морфологии глаз животных не систематизированы и носят единичный характер, чаще встречаются в отдельных научных исследованиях. Таким образом, знания морфологических особенностей глаз животных могут быть учтены при выборе и адекватном моделировании патологических процессов.

Ключевые слова: морфология, сравнительная анатомия, филогенез, составляющие органа зрения.

THE FEATURES OF EVOLUTIONARY MORPHOLOGY OF THE VISUAL ORGAN CONSTITUENTS

Abstract. In the experimental ophthalmology there are certain difficulties in selecting appropriate models of eyes of experimental animals, as only primates have the structure of the eyeball similar to the human one. Literary review showed that the physiology and structure of the eyes of the domestic animals cats, dogs, and fishes appear to be the most studied. However, the data on the morphology of the eyes of

animals are not classified and isolated in character, and they are more common in some individual researches. Thus, the morphological features of the eyes of animals may be considered when choosing the adequate modeling of pathological processes.

Key words: morphology, comparative anatomy, phylogeny, constituents of the eye.

Bukovinian State Medical University (Chernivtsi)

Надійшла 23.09.2013 р.

Рецензент – проф. Герасимюк І.Є. (Тернопіль)